Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool. 62(2): 269-286, 1991

ECOMORFOLOGÍA DEL CRÁNEO DE CINCO DIDÉLFIDOS: TENDENCIAS, DIVERGENCIAS E IMPLICACIONES

RODRIGO A. MEDELLÍN*

RESUMEN

Se analizaron 46 cráneos de cinco especies de didélfidos con respecto a la estructura del aparato masticador y visual. El análisis incluyó correlaciones, regresiones por ejes mayores reducidos y análisis canónico discriminante. *Chironectes minimus* y *Philander opossum* son aproximadamente del mismo tamaño, pero la primera especie posee dientes más grandes, un cráneo muy ancho, y músculos masticadores más voluminosos. Probablemente *C. minimus* se alimenta más de crustáceos y caracoles que de peces. *P. opossum* y *Didelphis marsupialis* poseen cráneos más o menos similares en su construcción, rostros alargados, y músculos relativamente pequeños. Esto sugiere que estas especies incluyen en su dieta una mayor proporción de pequeños vertebrados de lo que se ha cosiderado anteriormente. *Caluromys derbianus* posee un cráneo ancho con músculos voluminosos y dientes muy reducidos, sugiriendo una dieta de frutas y muchos artrópodos con cubiertas quitinosas duras. *Marmosa robinsoni* posee los mayores valores relativos de volumen del temporal y dientes grandes, con el masetero de tamaño intermedio. Esto apunta hacia una dieta a base principalmente de artrópodos de exoesqueleto duro. La primera variable canónica, habiendo controlado el efecto del tamaño, explica el 83% de la variación entre grupos, y la segunda el 11%. La primera variable estuvo correlacionada con la constricción proporcional postorbitaria, el área proporcional del ojo, y la fuerza de la mordida al nivel del canino y del segundo molar. Existe una insinuación de correlación entre el tamaño relativo del ojo y la longitud proporcional de la cola, sugiriendo que las especies que se mueven en medios tridimensionales necesitan ojos grandes para integrar la información del ambiente.

Palabras clave: Didelphidae, cráneos, hábitos, ecomorfología, dieta, masticación, vista.

ABSTRACT

Forty-six skulls of five species of didelphid marsupials were examined with reference to the masticatory and visual apparatuses. The analyses included univariate regression by reduced major axes, and canonical discriminant analysis. *Chironectes minimus* and *Philander opossum* are approximately the same size, but the former species has larger teeth, a wide skull, and more voluminous masticatory muscle masses. Probably *C. minimus* feeds on crustaceans and snails, rather than fish. *P. opossum* and *Didelphis marsupialis* have relatively similar skulls, with elongated muzzles and relatively small muscles. This suggests a diet in which predation on small vertebrates is more frequent than previously thought. *Caluromys derbianus* has a wide skull with voluminous muscles and small teeth, suggesting a diet of fruit and many hard-shelled arthropods. *Marmosa robinsoni* has the greatest relative values for the temporalis, and large teeth, but an intermediate-sized masseter. This suggests a diet based on arthropods with thick exoskeletons. The first canonical variable accounted for 83% of the inter-group variation, while the second canonical variable accounted for 11%. Having controlled partially the effect of size, the first variable was correlated with proportional postorbital constriction, proportional area of eye, and bite force at canines

* Department of Wildlife and Range Sciences, School of Forest Resources and Conservation, University of Florida, Gainesville, Florida, 32611, USA.

and second molars. There is a suggestion of a trend towards correlation between relative eye size and proportional length of the tail, insinuating that those species moving in three-dimensional space need larger eyes to adequately integrate the information of the environment.

Key words: Didelphidae, skulls, habits, ecomorphology, diet, mastication, sight.

INTRODUCCIÓN

El cráneo de los mamíferos es la estructura básica donde la mayor parte de los receptores sensitivos están localizados. A través de las estructuras y órganos situados en el cráneo los mamíferos reciben información y retroalimentación para sobrevivir en su ambiente (DeBlase y Nartin, 1974). El cráneo es también la parte de los ejemplares de mamíferos en colecciones y museos que es más frecuentemente usado para la identificación específica, estudios taxonómicos (recientemente el advenimiento de la bioquímica genética y molecular ha influido drásticamente en este sentido), tendencias evolutivas, ecomorfología, etc. La gran importancia del cráneo no es simplemente coincidente; es aquí donde están localizadas las herramientas para procesar la comida, preparándola para el siguiente paso (digestión química) al partirla en pedazos que puedan pasar por la faringe, humedecerla, y exponer una mayor superficie a la acción de los jugos gástricos. Es parcialmente por esta razón que el cráneo de los mamíferos es estructuralmente tan diferente del de las aves o los reptiles, que ingieren grandes pedazos de alimento prácticamente sin procesar. Los cráneos de estos grupos están generalmente adaptados sólo para alcanzar, capturar, o matar el alimento, mientras que en los mamíferos las propiedades mecánicas de los alimentos de especies particulares deben influir fuertemente el diseño y construcción del aparato masticador y del cráneo en general (Lucas, 1979).

La familia Didelphidae (Mammalia: Marsupicarnivora) probablemente tuvo su origen hace unos 120 millones de años, en el Cretácico Temprano, y dió origen a todas lás demás familias conocidas de marsupiales (Eisenberg, 1981; Vaughan, 1978). Los fósiles más antiguos del grupo datan de hace cerca de 80 millones de años (Marshall, 1982). Este grupo ha sufrido variaciones considerables a través del tiempo, y en Sudamérica llegaron a ser el grupo dominante en varias zonas durante el Paleoceno (Marshall, 1982). Sin embargo, la familia propiamente ha conservado en buen grado una morfología similar a la de sus ancestros más antiguos; los didélfidos vivientes han sido considerados por varios autores como un grupo que muestra un patrón de variación restringido (Kirsch y Calaby, 1976; Tyndale-Biscoe, 1979; "primitive and generalized marsupials"; Vaughan, 1978: 55). Su apariencia externa es muy similar (Eisenberg, 1989), muchos caracteres estructurales y morfológicos del cráneo son semejantes entre las especies de este grupo, y muchas especies son omnívoras (Hunsaker, 1977; Streilein, 1982). Sin embargo, los didélfidos han producido variaciones morfológicas evolutivas como parte de su adaptación a habitats muy variados, y a hábitos muy diversos; la familia incluye aproximadamente a 77 especies (Streilein, 1982), que explotan diferentes recursos en muchas formas distintas, lo cual permite la coexistencia de varias especies de la familia a

nivel local. Dentro de los didélfidos hay especies arborícolas, terrestres, semiarborícolas y acuáticas (Hunsaker, 1977), y varían en dimensiones desde 30 g (*Marmosa elegans;* A. Iriarte, com. pers.), hasta más de cinco kg (*Didelphis marsupialis;* Gardner, 1983).

Ya que los caracteres craneales y características dentales están cercanamente correlacionados con el tipo de hábitat y de comida utilizados (Vaughan, 1978), es de esperar que el cráneo de cada especie refleje o covaríe con los hábitos generales y la alimentación de las especies de mamíferos. Freeman (1981, 1984, 1988) ha publicado una serie de análisis sobre la ecomorfología del cráneo de varias especies de murciélagos y su correspondencia con los hábitos alimenticios. En general, es evidente que las especies con cráneos anchos y músculos maseteros robustos se alimentan principalmente de comidas duras (por ejemplo, *Molossus ater* alimentándose de escarabajos), mientras que las especies con cráneos alargados pero músculos robustos son depredadoras cuyas presas son rápidas y podrían escapar (por ejemplo, *Vampyrum spectrum* o *Macroderma gigas* depredando vertebrados). Las especies con cráneos anchos pero músculos relativamente débiles se alimentan de frutas. Además, las especies frugívoras poseen paladares (áreas bucales) grandes (por ejemplo, *Artibeus* spp., *Centurio senex*). Por último, las especies con cráneos alargados pero músculos maseteros y temporales no muy desarrollados, son típicamente néctar-polinívoras (por ejemplo, *Glossophaga* spp). Otro análisis morfológico de cráneos de murciélagos examinó la correlación entre el tamaño del cerebro y la estrategia alimenticia (Eisenberg y Wilson, 1978). En ese estudio se propone qué las especies que utilizan parches de alimento aislados, impredecibles y ricos en energía (por ejemplo, néctar y fruta), poseen cerebros grandes, mientras que los insectívoros poseen cerebros de menor tamaño.

Con respecto a los didélfidos, Eisenberg y Wilson (1981) han demostrado que en este grupo existe una tendencia en que las especies arborícola poseen un cerebro relativamente mayor que las especies terrestres o semiarborícolas. McNab (1986) ha sugerido que los marsupiales cuyo alimento es bajo en nutrientes o calorías y/o alto en compuestos secundarios (e.g., follaje), o sujeto a un período de escasez anual (e.g., fruta e invertebrados), poseen tasas metabólicas bajas. Sin embargo, los didélfidos como familia poseen tasas metabólicas bajas (alrededor del 80% de los valores esperados para placentarios sobre la curva de Kleiber), conductancias térmicas altas, y temperaturas corporales bajas. Estas modificaciones fisiológicas posiblemente se deben al modo peculiar de reproducción de los marsupiales (McNab, 1982). El único marsupial cuya tasa metabólica es similar a la de su contraparte placentada es *Chironectes minimus,* posiblemente como respuesta a la pérdida de temperatura en ambientes acuáticos (McNab, 1982). No se han elaborado análisis ecomorfológicos sobre los didélfidos, y la información que se puede recopilar de la literatura parece estar en consenso con la observación de que los didélfidos vivientes son un grupo poco diversificado morfológicamente, que sin embargo, los didélfidos como familia poseen tasas metabólicas bajas (alrededor del variedad de ambientes (Hunsaker, 1977; Marshall, 1982; Streilein, 1982; Tyndale-Biscoe, 1979).

El aparato masticador de los mamíferos se compone, además de los dientes, de una serie de músculos que aplican la fuerza necesaria para romper el objeto

alimenticio, sea éste una nuez, semilla, fruto, insecto, etc. Se ha propuesto la generalización de que los temporales y los maseteros profundos son responsables de los movimientos hacia arriba de la mandíbula, mientras que los maseteros superficiales y el músculo pterigoides producen movimientos hacia arriba, hacia adelante, y hacia los lados (Crompton y Hiiemae, 1969). Las masas musculares que más evidentemente indican las propiedades masticatorias de un cráneo son a) los maseteros, y b) los temporales (Crompton y Hiiemae, 1969; Emerson y Radinsky, 1980; Kiltie, 1982; Radinsky, 1981a, b). Otros factores asociados a la masticación que pueden ser estudiados en un cráneo incluyen: estructura y morfología de los dientes, diámetro de las ramas mandibulares, y desarrollo de los procesos angular y coronoides en la mandíbula.

Dadas las fuertes similitudes observables en los cráneos de diferentes especies de didélfidos, es interesante ver cómo las diferentes estructuras en el cráneo han divergido, qué parametros diferenciales y qué tendencias se pueden detectar, y cómo se pueden usar estos factores para inferir o predecir los hábitos de especies cuya ecología es relativamente poco conocida. En este trabajo se analizan las semejanzas y diferencias en la construcción del cráneo de cinco especies de didélfidos, con referencia particular al aparato masticador y visual. Se correlacionan las tendencias y divergencias detectadas con los hábitos de las especies en particular, se expresan algunas predicciones sobre las especies poco conocidas, y se define la utilidad de la ecomorfología como una herramienta para deducir información sobre la historia de vida de las especies de mamíferos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se utilizó un total de 46 ejemplares de cinco especies de didélfidos, representando toda la gama de adaptaciones a diferentes medios dentro de la familia: se incluyó una especie acuática (*Chironectes minimus;* Marshall, 1978), y un gradiente de cuatro especies que representan hábitos desde predominantemente terrestres hasta principalmente arborícolas (*Didelphis marsupialis, Philander opossum, Marmosa robinsoni,* y *Caluromys derbianus;* Bucher y Hoffman, 1980; Hunsaker, 1977; O'Connell, 1983; Steilein, 1982). Estas especies también representan una gradación en tamaño, incluyendo una de las especies de didélfidos de mayor tamaño *(D. marsupialis),* y una especie del género que incluye a las formas más pequeñas *(Marmosa);* además, dos especies, *C. minimus* y *P. opossum,* son aproximadamente del mismo tamaño, y se ha hecho notar la similitud en tamaño y proporciones entre los cráneos de esas dos especies (Marshall, 1978: 2). Además, este grupo de especies también incluye toda la diversificación de los hábitos alimenticios de la familia; hay especies que sólo incluyen en su dieta materia de origen animal (*C. minimus;* Marshall, 1978), y especies que incluyen principalmente materia de origen vegetal (*C. derbianus;* Streilein, 1982). El tamaño de muestra es de 10 para todas las especies excepto *M. robinsoni,* de la que se utilizaron seis ejemplares. Para obtener los datos de diámetro de la mandíbula, fuerza de la palanca mandibular en distintos puntos de la mandíbula, volumen de los músculos masticatorios, área de los molares, área de la boca, anchura del cráneo, restriccio-

nes alométricas, y diámetro del ojo, se tomaron 24 medidas de cada cráneo (Apéndice), con la ayuda de un calibrador Vernier electrónico acoplado a una interfase que daba acceso a una computadora personal, donde se hicieron los análisis. Las medidas de áreas, volúmenes, y segundos momentos de palancas, fueron transformados obteniendo la raíz cuadrada, cúbica y cuarta, respectivamente, para linearizar sus valores. Todas las variables se convirtieron a logaritmos de base 10. Se graficaron las variables en planos univariados, contra una medida del tamaño absoluto (longitud mayor del cráneo). Para controlar el efecto alométrico del tamaño, se dividió el valor original de cada variable entre el valor de la longitud mayor del cráneo. Las rectas en cada gráfica se trazaron siguiendo el modelo de regresión por reducción de ejes mayores en lugar del modelo usual por mínimos cuadrados porque la hipótesis de trabajo se refiere a las relaciones estructurales de cada variable con respecto al tamaño del animal, más bien que a la utilidad predictiva del tamaño con respecto a cada variable. De este modo, la distancia de los puntos a la línea está minimizada no sólo con respecto a la dimensión en la abscisa, como sería el caso si se aplicaran mínimos cuadrados, sino también a la ordenada. Este procedimiento es análogo a una rotación de los ejes (Clarke, 1980; Hills y Wood, 1984). Además se aplicó un análisis canónico discriminante por medio del PROC CANDISC del Statistical Analysis System (SAS Institute, 1985), utilizando las variables divididas entre el valor de la longitud mayor del cráneo, para evidenciar el tipo y el grado de variación entre las especies analizadas, habiendo removido el efecto del tamaño.

RESULTADOS

Existen tendencias notables que se acoplan a las estrategias de cada especie. En cuanto a variación de tamaño, es importante observar que *C. minimus* y *P. opossum* se sobrelapan totalmente, por lo que las diferencias entre estas dos especies son de las más ilustrativas y menos distorsionadas alométricamente por diferencia de tamaños.

Proporcionalmente, los cráneos más anchos son los de *C. minimus* y *C. derbianus* (Fig. 1a). En esa misma figura, se observa que *D. marsupialis* y *P. opossum* poseen cráneos relativamente alargados. La figura 1b ilustra que *C. minimus* y *M. robinsoni* posee la mayor área molar proporcionalmente, mientras que *C. derbianus* representa el extremo opuesto. En la figura 2a se muestra que el área proporcional de la boca alcanza sus mayores valores en *C. minimus,* mientras que *C. derbianus* y *P. opossum* poseen áreas bucales pequeñas. La longitud de la hilera maxilar de dientes (Fig. 2b) es mayor proporcionalmente en *C. minimus* que en las demás especies, y es menor en *C. derbianus.* La anchura de la boca a nivel de los caninos es mayor en *C. derbianus,* y la menor es la de *P. opossum* (Fig. 3a), y a nivel de los molares posteriores la mayor anchura es la de *C. minimus,* mientras que la menor es la de *C. derbianus* y *P. opossum* (Fig. 3b). Es evidente que la boca de *C. derbianus* es la más rectangular. En cuanto al volumen de los músculos, el tamaño proporcional de los temporales (Fig. 4a) es mayor en *M. robinsoni,* y menor en *P. opossum* y *D. marsupialis,* mientras que las variaciones en el tamaño proporcional de los masete-

(a)

Cig/lcm

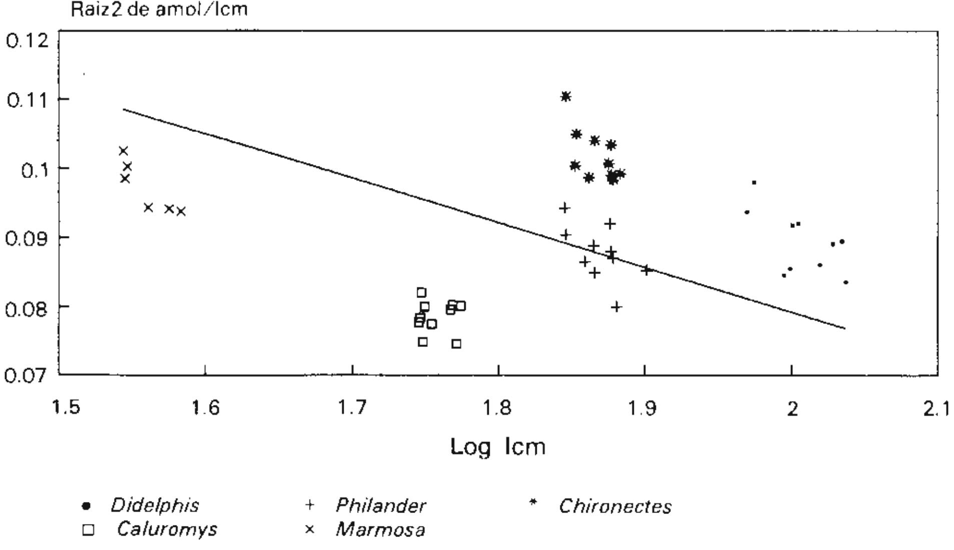
0.63
0.59
0.55
0.51
0.47

1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1

Log lcm

• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

(b)



• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

Fig. 1. Anchura proporcional del cráneo (a) y área proporcional de los molares en cinco especies de didélfidos. Las variables han sufrido las transformaciones correspondientes (logaritmos, y raíces cuadradas para las áreas, cúbicas para los volúmenes, y cuartas para los segundos momentos de palanca; véase texto), de modo que la posición vertical de cada símbolo indica en (a) la anchura proporcional del cráneo y en (b) la raíz cuadrada de la suma total del área de todos los molares, mientras que en la abscisa se ilustra el tamaño absoluto de la especie. La recta fué ajustada por medio del modelo de regresión por ejes mayores reducidos en todas las figuras. Las abreviaturas siguen el arreglo del apéndice 1.

(a)

Raiz2 de aboc/lmc

0.37
0.35
0.33
0.31
0.29
0.27

1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1

Log 1cm

• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

(b)

Hmax/lmc

0.45
0.41
0.37
0.33

1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1

Log lcm

• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

Fig. 2. Área proporcional de la boca **(a)** y longitud proporcional de la hilera maxilar de dientes **(b)** en cinco especies de didélfidos. Véase texto de figura 1 para la explicación de la posición de cada variable.

(a)

C1/lcm

0.22
0.2
0.18
0.16
0.14

1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1

Log lcm

• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

(b)

M4/lcm

0.36
0.34
0.32
0.30
0.28
0.26
0.24

1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1

Log lcm

• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

Fig. 3. Anchura proporcional entre los caninos (**a**) y entre los molares (**b**) en cinco especies de didélfidos. Véase texto de figura **1** para la explicación de la posición de cada variable.

(a)

Raiz3 de vtem/lcm

0.37
0.35
0.33
0.31
0.29

1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1

Log lcm

• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

(b)

Raiz3 de vmas/lcm

0.29
0.27
0.25
0.23
0.21
0.19

1.5 1.6 1.7 1.8 1.9 2 2.1

Log lcm

• *Didelphis* + *Philander* * *Chironectes*
□ *Caluromys* × *Marmosa*

Fig. 4. Volumen proporcional del músculo temporal (a) y del masetero (b) en cinco especies de didélfidos. Ver texto de figura 1 para la explicación de la posición de cada variable.

(a)

(b)

Fig. 5. Fuerza de la mordida (indicada por el segundo momento de la palanca de la mandíbula) a nivel del canino **(a)** y del segundo molar **(b)** en cinco especies de didélfidos. Las unidades son una medida directamente correlacionada con la fuerza de la mordida, de acuerdo con la proporción entre los momentos de palanca de los músculos y los momentos de resistencia de los dientes. Véase apéndice.

ros (Fig. 4b), muestran que *C. derbianus* y *C. minimus* poseen maseteros grandes, y *D. marsupialis* posee los valores más pequeños. Aunque es difícil determinar las implicaciones alométricas con respecto a la fuerza de la mordida, en la figura 5a se muestra que la fuerza de la mordida (o segundo momento de la palanca de la mandíbula) a nivel tanto del canino (Fig. 5a) como del segundo molar inferior (Fig. 5b) está inversamente relacionada con el tamaño, con las especies menores mostrando valores altos, y las especies mayores con valores bajos. No hay una diferencia discernible entre las dos especies de tamaño similar. El área de los ojos (Fig. 6) sigue una tendencia similar, con *M. robinsoni* poseyendo los ojos más grandes, y *D. marsupialis* y *P. opossum* los ojos más pequeños. Es importante observar que *P. opossum* posee ojos claramente menores que los de la otra especie de tamaño similar, *C. minimus*. En el Cuadro 1 se presentan las ecuaciones por ejes mayores reducidos que describen la línea hipotética sobre cada medida relativa de todas las especies estudiadas.

Al graficar la primera y segunda variables canónicas (Fig. 7a), se genera un patrón en que las relaciones estructurales entre las especies analizadas es evidente. La primera función canónica discriminante representa un 83% (eigenvalor = 237.8) de la variación entre los grupos (= especies analizadas), la segunda representa 11% (eigenvalor = 30.3), y la tercera 3.8% (eigenvalor = 10.9). Los grupos están bien delineados y separados, a excepción de *P. opossum* y *C. minimus*, cuyos valores los colocan muy cerca uno del otro. Algunas de las variables originales estuvieron fuertemente correlacionadas (positiva o negativamente) con la primera variable canónica, notablemente la constricción postorbitaria proporcional, el área proporcional del ojo, y la fuerza de la mordida al nivel del canino y del segundo molar

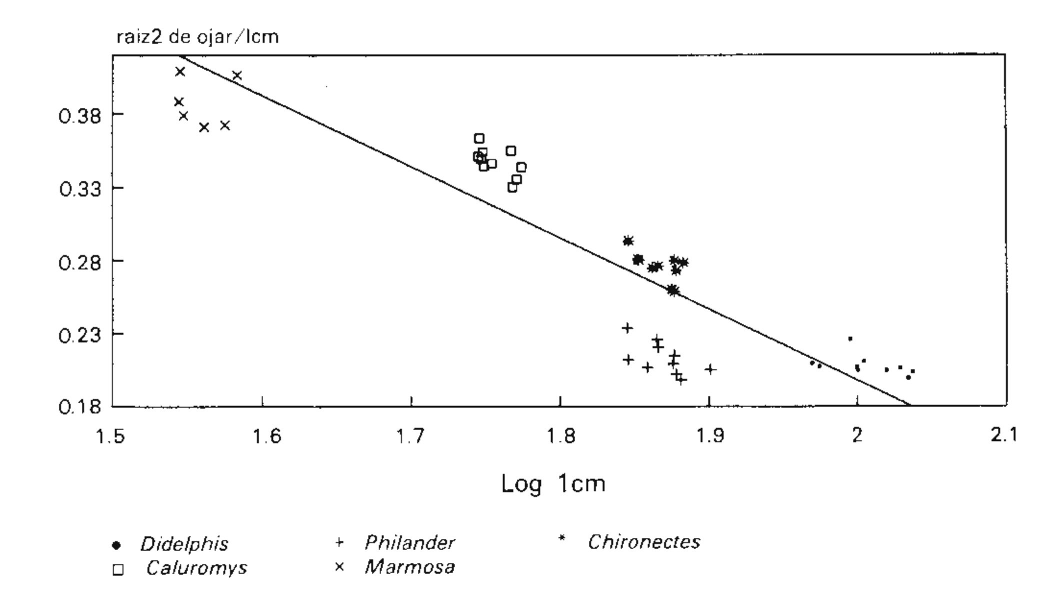


Fig. 6. Área de los ojos en cinco especies de didélfidos. Ver texto de figura 1 para la explicación de los valores y la posición de cada variable.

CUADRO 1
ECUACIONES POR EJES MAYORES REDUCIDOS PARA LAS MEDIDAS RELATIVAS DE LOS DIDÉLFIDOS ESTUDIADOS

Variable	*N*	*Pendiente*	*Ordenada al origen*
Morm2/lcm	46	−0.1888	0.4171
Morc1/lcm	46	−0.3125	0.6886
Ojar/lcm	46	−1.0031	2.1164
Cig/lcm	45	−0.2382	0.9892
Amo1/lcm	46	−0.0645	0.2082
Aboc/lcm	46	0.1321	0.0701
Hmax/lcm	46	0.2238	−0.0033
C1/lcm	46	0.1248	−0.0483
M4/lcm	46	0.2016	−0.0620
Tevo1/lcm	45	−0.1399	0.5797
Mavo1/lcm	46	−0.1433	0.5068

(en todos estos casos, r> 1.81). Esto implica que esas variables son las que representan la mayor variación entre los grupos designados. La hilera maxilar de dientes y el área de los molares están correlacionadas con la segunda variable canónica (r> .84), y la correlación más alta de la tercera variable canónica es con la anchura cigomática proporcional (r>.79). Es claro que esa variable es la que más evidentemente separa a *P. opossum* y *minimus,* pues en la primera y segunda variables canónicas estas especies se sobrelapan, y sólo es en la tercera donde existe una diferencia (Fig. 7c). Aunque a primera vista el arreglo de las especies sobre la primera variable canónica parece obedecer a un gradiente inverso en tamaño, el hecho de que las variables utilizadas están divididas entre la longitud mayor del cráneo, y además teniendo los coeficientes de las variables dentro de la primera variable canónica signos positivos y negativos, sugiere que el efecto del tamaño ha sido controlado al menos parcialmente. Las distancias de Mahalanobis entre los centroides de los grupos, basadas en la matriz total de covarianza señalan que la especie más cercana a *C. derbianus* es *P. opossum,* y la más lejana es *D. marsupialis.* La más cercana para *D. marsupialis* es *C. minimus,* y la más lejana es *M. robinsoni.* Para *C. minimus,* la más cercana es *P. opossum* y la más lejana *M. robinsoni.* Para *M. robinsoni,* la especie más cercana es *C. minimus* y la más lejana es *D. marsupialis.* Finalmente, para *P. opossum* la especie más cercana es como ya vimos *C. minimus,* y la más lejana es *M. robinsoni.*

DISCUSIÓN

Considerando la evidente similitud entre los cráneos de los didélfidos estudiados, este tipo de análisis morfológicos detallados permiten un acercamiento para apreciar las diferencias plásticas y su posible correlación con los hábitos del animal. Los cráneos más anchos corresponden a *C. minimus* y a *C. derbianus.* Esto sugeriría de acuerdo con la información sobre morfología de cráneos de varios grupos de

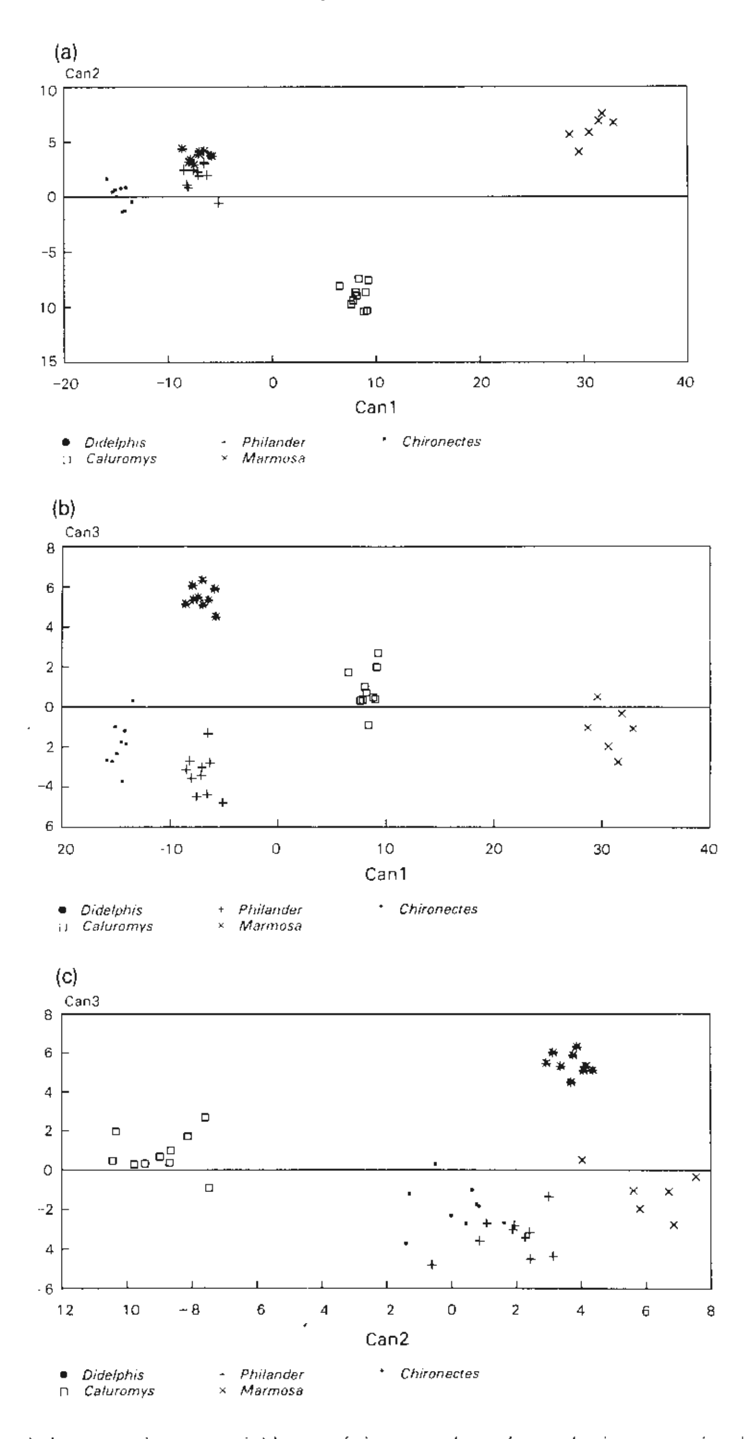


Fig. 7. Plano de las tres primeras variables canónicas para los cráneos de cinco especies de didélfidos. En **(a)** se presenta la primera contra la segunda variable, en **(b)** la primera contra la tercera, y en **(c)** la segunda contra la tercera.

mamíferos (Chivers *et al.*, 1984; Corruccini y Beecher, 1982; Freeman, 1988; Radinsky, 1981a, b), que esas especies se alimentan primordialmente de alimentos duros y/o transportan grandes porciones (de fruta?) en la boca. El volumen de los maseteros en esas especies es grande también. En el caso de *C. minimus,* estos resultados y sus hábitos acuáticos, sugieren que probablemente la especie se alimenta más de crustáceos y caracoles de tamaño grande y mediano que de peces. *C. minimus* además posee proporcionalmente la mayor área de los molares, la mayor longitud de la hilera maxilar de dientes, y molares con lofos y cúspides muy desarrollados, todo lo cual refuerza esa hipótesis. La misma evidencia junto con los hábitos arborícolas de *C. derbianus,* sugiere que esta especie además de consumir frutas, probablemente ingiere una proporción significativa de escarabajos y otros artrópodos con cubiertas quitinosas duras. Sin embargo, *C. derbianus* posee la superficie molar más pequeña, la más corta hilera maxilar de dientes, y las cúspides en los molares son bastante reducidas (Bucher y Hoffman, 1980), lo que se puede asociar a una dieta a base de fruta principalmente. *P. opossum* posee valores bastante pequeños de volumen de músculos maseteros y temporales, un cráneo alargado, con caninos y molares relativamente cerca entre sí, con el resultado de un rostro y area bucal alargados. Como para casi todas las demás especies analizadas, la información sobre su dieta es de carácter puramente cualitativo y anecdótico; ningún estudio se ha realizado sobare la alimentación de *P. opossum;* hay autores que lo consideran primariamente carnívoro (Enders, 1935; Hunsaker, 1977), y otros que lo consideran primordialmente frugívoro y nectarívoro (Eisenberg, 1989). El alargamiento del rostro y los caninos relativamente cerca uno del otro, parecen indicar una estrategia de depredación sobre vertebrados, de la misma forma en que Moore (1981) y Sicher (1944) muestran que los cráneos angostos y alargados corresponden a especies depredadoras de vertebrados, y les permiten aplicar la muerte por mordida de los caninos, que "apuñalan" a la presa y evitan su escape. Esta sugerencia es por supuesto colocada en la perspectiva adecuada, al observar que la dieta de *P. opossum* es muy variada, incluyendo frutas e insectos además de vertebrados, y los caracteres mencionados arriba probablemente son los que permiten que esta especie capture eficazmente pequeños vertebrados. En el caso de *D. marsupialis,* el análisis indica que la especie posee un cráneo alargado, con valores intermedios de longitud de la hilera maxilar de dientes, área de los molares y de la boca, y la anchura cigomática; por lo demás, el cráneo de *D. marsupialis* muestra valores similares a los de *P. opossum,* sugiriendo una dieta muy diversificada, con una proporción importante de carne de vertebrados. Los caninos en esta especie están bien desarrollados y posee cúspides adecuadas para rasgar carne, por lo que es probable que sea un eficiente depredador de pequeños vertebrados. En un estudio reciente, Cordero y Nicolás (1987) mostraron que la dieta de *D. marsupialis* en Venezuela está compuesta en un 36.8% (volumen) por aves y mamíferos, que son los dos componentes alimenticios más importantes. Las capacidades de esa especie como depredador quedan en evidencia al observar el reporte de Wilson (1970) de un *D. marsupialis* adulto joven, que atacó, mató y devoró parcialmente un *P. opossum.*

El volumen del temporal de *M. robinsoni* es el mayor en la muestra, y esta especie tiene un cráneo relativamente ancho. El área de los molares también es

relativamente grande, pero el área de la boca es algo pequeña y el volumen de los maseteros es intermedio. Estas observaciones sugieren una dieta a base de artrópodos con exoesqueleto relativamente duro, y los pocos estudios sobre la dieta de *M. robinsoni* sugieren que la especie es predominantemente insectívora, incluyendo algo de fruta (O'Connell, 1979; 1983). El hecho de que *M. robinsoni* posea los ojos relativamente más grandes, y el gradiente observable en esta variable (Fig. 6) surgió la idea de aplicar un análisis de correlación entre el tamaño del ojo contra la longitud de la cola en relación con la longitud de la cabeza y cuerpo reportados por Eisenberg y Wilson (1981). Este índice es un buen predictor de los hábitos arborícolas, con las especies más arborícolas poseyendo colas más largas (Lemen, 1980). El análisis se llevó a cabo con el PROC CORR, opción PEARSON de SAS (SAS Institute, 1982), y arrojó un coeficiente de correlación de r=.85, que sin embargo no fué significativo (p=.06). Esto sugiere una tendencia de las especies arborícolas a tener ojos más grandes que las especies terrestres, pero una muestra más grande probablemente comprobará la existencia de esa tendencia. Es interesante examinar la posición de *C. minimus* en esta correlación. La especie es acuática y no sube a los árboles, y sin embargo posee una cola relativamente larga, más larga que la de *P. opossum* o *D. marsupialis,* y también ojos relativamente grandes, mayores que los de cualquier otra especie. Es evidente que una cola larga es un elemento importante para el desplazamiento en el agua, y el gradiente en el tamaño del ojo en las especies estudiadas puede interpretarse diciendo que un ojo relativamente grande es importante para la recepción de información al moverse en tres dimensiones; las especies terrestres sólo se mueven en dos dimensiones, y no necesitan integrar la información de la tercera (desplazamientos verticales), mientras que tanto para las especies arborícolas como para las acuáticas, dependen de la integración y el uso de tres dimensiones (movimientos en volumen o espacio) para el uso efectivo del hábitat.

CONCLUSIONES

Los cráneos de *D. marsupialis* y *P. opossum* son los más similares entre sí funcionalmente, y sugieren que estas dos especies incluyen en su dieta una importante proporción de vertebrados. En el caso de *D. marsupialis* esta hipótesis ha quedado demostrada en literatura; Cordero y Nicolás (1987) encontraron que el 67% del volumen de contenidos estomacales es materia de origen animal, con las aves y mamíferos, por mucho los más abundantes, representando 37% del total. Para *P. opossum* es necesario recabar la información de campo sobre sus hábitos alimenticios. La estructura del cráneo de *C. minimus* sugiere que la especie depende más para su alimentación de crustáceos y caracoles que de peces, pero falta información empírica para apoyar esta predicción. El cráneo de *C. derbianus* muestra una estructura adecuada para la frugivoría e insectivoría basada en artrópodos con cubiertas duras, lo cual ha sido propuesto sobre la base de información cualitativa y anecdótica, pero faltan estudios cuantitativos en ese sentido. En el caso de *M. robinsoni,* nos encontramos con una especie que es probablemente insectívora en una proporción importante, consumiendo artrópodos con cubiertas quitinosas rígidas. Una vez más, no hay información de campo suficiente para apoyar o rechazar

esta idea. La tendencia de las especies que se mueven en medios tridimensionales a tener ojos relativamente grandes parece estar bastante clara; un estudio que incluya varias otras especies, particularmente de hábitos estrictamente terrestres como *Monodelphis* sp. o de hábitos rigurosamente arborícolas, como *Marmosa murina,* permitirá concluir definitivamente sobre la tendencia observada aquí.

El estudio de las modificaciones plásticas de cráneos de ejemplares de museo es una herramienta muy útil para deducir información y plantear predicciones sobre la historia de vida de los mamíferos, y las observaciones ecomorfológicas se pueden comparar con la información empírica para acoplar los patrones de morfología con las estrategias de las especies estudiadas. Este es un ejemplo más en que las colecciones científicas permiten ampliar nuestro conocimiento sobre los mamíferos, sin interferir con ellos o removerlos de su medio natural.

AGRADECIMIENTOS

Dedico este trabajo respetuosamente al Dr. Bernardo Villa, quien ha desempeñado un papel clave en el Instituto de Biología de la UNAM desde muy temprano en mi desarrollo como biólogo. Este estudio fue posible en parte gracias a la beca CONACyT 52701. J. F. Eisenberg, R. A. Kiltie, y T. O'Brian enriquecieron considerablemente el trabajo al discutir conmigo en diversas ocasiones sobre las consecuencias de la morfología, la aplicación de los análisis, y las modificaciones plásticas de los cráneos de los mamíferos. El tamaño de muestra fue alcanzado gracias a un préstamo del U. S. National Museum a través del Dr. Don E. Wilson y Robert D. Fisher. Agradezco los comentarios de dos revisores anónimos que estimularon la reflexión sobre los análisis y mejoraron varios aspectos del manuscrito.

LITERATURA CITADA

BUCHER, J. E. Y R. S. HOFFMAN. 1980. *Caluromys derbianus. Mamalian Species 140:* 1-4.
CHIVERS, D. J., P. ANDREWS, H. PREUSCHOFT, A. BILSBOROUGH, Y B. A. WOOD. 1984. Concluding discussion. *In: Food acquisition and processing in primates* D. J. Chivers, B. A. Wood, y A. Bilsborough (eds.) Plenum Press, New York. 545-556.
CLARKE, M. R. B., 1980. The reduced major axes of a bivariate sample. *Biometrika 67*(2): 441-446.
CORDERO, R., G. A. Y R. A. NICOLAS, B. 1987. Feeding habits of the opossum *(Didelphis marsupialis)* in Northern Venezuela. *Fieldiana Zool., n. s. 39:* 125-131.
CORRUCCINI, R. S. Y R. M. BEECHER, 1982. Occlusal variation related to soft diet in a non-human primate. *Science 218:* 74-76.
CROMPTON, A. W. Y K. HIIEMAE. 1969. How mammalian molar teeth work. *Discovery 5(1):* 23-34.
DE BLASE, A. F., Y R. E. MARTIN. 1974. *A. manual of mammalogy with keys to families of the world.* W. C. Brown Co. Publishers, Iowa, xv + 329 p.
EISENBERG, J. F. 1981. *The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior.* University of Chicago Press, Chicago, xx + 610 p.
__________, 1989. *Mammals of the Neotropics,* vol. 1. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illionois, x + 449 p.
EISENBERG, J. F. Y D. E. WILSON. 1978. Relative brain size and feeding strategies of the Chiroptera. *Evolution 32*(4): 740-751.
________. 1981. Relative brain size and demographic strategies in didelphid marsupials. *Amer. Nat. 118*(1): 1-17.
EMERSON, S. B. Y L. RADINSKY. 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology 6*(3): 295-312.

ENDERS, R. K. 1935. Mammalian life histories from Barro Colorado Island, Panama. *Bull. Mus. Comparative Zool. 78*(4): 385-502.
FREEMAN, P. W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *J. Mamm.* 62(1): 166-173.
__________ , 1984. Functional cranial analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera). *Biol. J. Linnean Soc., 21:* 387-408.
__________ , 1988. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. *Biol. J. Linnean Soc. 33:* 249-272.
GARDNER, A. L. 1983. *Didelphis marsupialis. In:* D. H. Janzen, ed. *Costa Rican Natural History Univ. of* Chicago Press, Chicago. 468-469.
HILLS, M. Y B. A. WOOD, 1984. Regression lines, size, and allometry. *In: Food acquisition and processing in primates* D. J. Chivers, B. A. Wood, y A. Bilsborough (eds.) Plenum Press, New York, pp. 557-567.
HUNSAKER II, D. 1977. Ecology of New World marsupials. *In:* D. Hunsaker, II, ed. *The biology of marsupials* Academic Press, New York, pp. 95-156.
KILTIE, R. A. 1982. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries *(Tayassu tajacu* and *T. pecari). Biotropica 14*(3): 188-195.
KIRSCH, J. A. W. Y J. H. CALABY. 1976. The species of living marsupials: an annotated list. *In:* B. Stonehouse y D. Gilmore (eds.) *The biology of marsupials* University Park Press, Baltimore, pp. 9-26.
LEMEN. C. 1980. Reltionship between relative brain size and climbing ability in *Peromyscus. J. Mamm. 61*(2): 360-364.
LUCAS, P. W. 1979. The dental-dietary adaptations of mammals. *Neues Jahrbuch Geologie und palaontologie Monatshefte 8:* 486-512.
MARSHALL, L. G. 1978. Chironectes minimus. *Mamm. Species 109:* 1-6.
__________ , 1982. Evolution of South American Marsupials. *In:* M. A. Mares y H. H. Genoways (eds.) *Mammalian biology in South America.* Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh, 6, pp. 251-272.
McNAB, B. K. 1982. The physiological ecology of South American mammals. *In:* M. A. Mares y H. H. Genoways (eds.) *Mammalian biology in South America.* Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh, 6, pp. 187-207.
__________ , 1986. Food habits, energetics, and reproduction of marsupials. *J. Zool. London, 208:* 595-614.
MOORE, W. J. 1981. *The mammalian skull.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.
O'CONNELL, M. A. 1979. Ecology of didelphid marsupials from northern Venezuela. *In:* J. F. Eisenberg, (ed.) *Vertebrate ecology in the Northern Neotropics.* Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. pp. 73-87.
__________ , 1983. *Marmosa robinsoni. Mamm. Species 203:* 1-6.
RADINSKY, L. 1981a. Evolutionn of skull shape in carnivores 1. Representative modern carnivores. *Biol. J. Linnean Soc. 15:* 369-388.
__________ , 1981b. Evolution of skull shape in carnivores 2. Additional modern carnivores. *Biol. J. Linnean Soc. 16:* 337-355.
SAS INSTITUTE. 1982. *SAS User's guide: Basics, 1982 edition.* Cary, North Carolina, 923 p.
__________ , 1985. *SAS User's guide: Statistics, Version 5 edition.* Cary, North Carolina 956 p.
SICHER, H. 1944. Masticatory apparatus in the giant panda and the bears. *Field Mus. Nat. Hist. (Zool. ser.) 29:* 61-73.
STREILEIN, K. A. 1982. Behavior, ecology, and distribution of South American marsupials. *In:* M. A. Mares y H. H. Genoways (eds.) *Mammalian biology in South America.* Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh, 6, pp. 231-250.
TYNDALE-BISCOE, C. H. 1979. Ecology of small marsupials. *In:* D. M. Stoddart (ed.) *Ecology of small mammals.* Chapman and Hall, London. 343-379.
VAUGHAN, T. A. 1978. *Mammalogy.* W. B. Saunders Co., Philadelphia. x + 522 p.
WILSON, D. E. 1970. Opossum predation: *Didelphis* on *Philander. J. Mamm. 51*(2): 386-387.

APÉNDICE

MEDIDAS UTILIZADAS EN EL ANÁLISIS

Longitud mayor del cráneo (= 1mc). De la proyección posterior del occipital al extremo anterior de los incisivos.
Anchura cigomática (= cig). Anchura mayor del cráneo a la altura de los arcos cigomáticos.

Hilera maxilar de dientes (Hmax). Del extremo posterior del último molar al extremo anterior del canino, medido en el alveolo. Usada para medir el área de la boca (Aboc), como la hipotenusa del triángulo en el que el cateto corto es el valor de la anchura entre M4-M4 menos la anchura entre C1-C1 dividido entre dos. El área de la boca en total se midió como dos veces este triángulo, más el rectángulo en el que uno de sus lados es el cateto largo del triángulo descrito arriba, y el otro es la anchura entre C1-C1.

Longitud de los molares superiores 1, 2 y 3. Medidos por el lado labial, la longitud máxima de las coronas de estos tres dientes. Una de las medidas para estimar el área de los molares (Amol).

Anchura de los molares superiores 1, 2 y 3. Medidos por el lado posterior, la anchura máxima de las coronas de estos tres dientes. La otra dimensión para estimar el área de los molares (Amol).

Longitud de la fosa temporal. Distancia entre el punto medio de la fosa temporomandibular (glenoide) y el extremo anterior de la cicatriz muscular en el yugal, abajo y adelante de la órbita. Usada como una de las dimensiones para estimar el volumen del músculo temporal (=Tevol).

Altura del temporal. Distancia entre la fosa temporomandibular (glenoide) y el punto dorsal perspendicular al eje del cráneo sobre la cresta sagital. Usada como una de las dimensiones para estimar el volumen del músculo temporal, y como el momento de la palanca del temporal.

Constricción postorbital. Menor anchura del cráneo entre el proceso supraorbital y la caja craneana. La tercera dimensión del temporal se calculó al dividir entre dos el resultado de restar la constricción postorbitaria de la anchura cigomática.

Anchura entre M4-M4 (=M4). Anchura mayor del paladar en los lados labiales de las coronas de los cuartos molares superiores.

Anchura entre C1-C1 (=C1). Anchura mayor del paladar en los lados labiales de las coronas de los caninos superiores.

Longitud del dentario. Del punto medio-posterior del cóndilo mandibular al extremo anterior de los incisivos.

Altura del dentario al nivel del m4. Medida dorsoventral de la mandíbula en el punto entre m3 y m4.

Grosor del dentario al nivel del m4. Medida lateral de la mandíbula en el punto entre m3 y m4.

Longitud de la fosa masetérica. Del punto medio del cóndilo mandibular al extremo anterior de la fosa masetérica. Una de las dimensiones para estimar el volumen del masetero (=Mavol).

Anchura del masetero. Distancia entre el punto medio-dorsal del cóndilo mendibular y el ápice del proceso angular. Una de las dimensiones para estimar el volumen del masetero.

Altura del masetero. Distancia del punto medio del cóndilo mandibular al ápice del proceso coronoides. Una de las dimensiones para estimar el volumen del masetero. También usado como el momento de la palanca del masetero.

Brazo de la palanca mandibular (cc1). Distancia del punto medio del cóndilo mandibular al extremo posterior del alvéolo del canino.

Brazo de la palanca mandibular (cm2). Distancia del punto medio del cóndilo mandibular al extremo posterior del alvéolo del segundo molar. Estas dos medidas permitieron estimar la fuerza de la mordida en los dos puntos (Morc1 y Morm2) al sumar los resultados de dividir el momento de la palanca del masetero entre el brazo de la palanca, y el momento de la palanca del temporal entre el brazo de la palanca.

Diámetro del ojo. Estimado al medir las orillas opuestas de la órbita, del arco cigomático a la superficie lateral del frontal, sobre un plano perpendicular al eje longitudinal del cráneo. Transformado a áreas (OJAR) por la fórmula (pi*radio).

Las medidas utilizadas para estimar los tamaños de los músculos fueron modificadas a partir de Radinsky (1981 a, b); Kiltie (1982), y Freeman (1984).